螽斯听觉Ω神经元的方向灵敏度*

沈钧贤　　关　力
（中国科学院生物物理研究所，北京）

关键词　方向听觉、听觉Ω神经元、螽斯

声音在动物通信中具有重要的作用[1,2]. 接收声信号的动物主要有三项任务：判别发出声信号的动物是否同一种群、识别声信号的行为学含义和确定发声动物的空间方位. 我们的结果指出，雌螽斯只对同种雄虫的鸣声作出趋声反应，雌虫趋声源运动既迅速又准确[3,4]. 这表明螽斯具有良好的种属识别能力和方向听觉本领.

螽斯的听觉器位于前肢胫节上端，双"耳"相距 1—2 cm. 声音到达双耳的时间差、双耳间声强度差及声波相位差等物理学参数的量值均太小，难以用作动物判别声源方位的提示[5]. 目前，动物方向听觉机理研究是一项很受重视的前沿课题. 关于蟋蟀或蝗虫检测声源方位的研究已有一些进展[6]，但对螽斯的研究还很少[7,8].

螽斯听觉Ω神经元的结构与生理学特征已经证实[9]. 它是否具有方向性，对方向听觉信息加工有何作用，至今未见报道. 本文用细胞内记录电变化与改变声源方位的方法，证实了螽斯听觉Ω神经元具有明显的方向性，并提出了可以作为螽斯检测声源方位的有关参数.

一、实验材料与方法

1. 实验材料　成年雄与雌螽斯 *Gampsocleis gratiosa*（直翅目，螽斯科）于夏季采集于河北省易县的灌木及草丛中. 按性别分开饲养在昆虫箱内，箱温约 25℃.

2. 标本制备　剪去螽斯的中胸肢、后胸肢和触角，腹面朝上粘固在金属架上. 前胸肢的跗节粘在架两侧的小叉上，以保持前胸肢呈自然姿态. 暴露前胸神经节. 单细胞电生理记录和荧光染料 Lucifer yellow 注入法细节见文献[9].

3. 声刺激　上升与下降时间各为 1 ms、持续时间为 20 ms 的短纯音作为声刺激. 声刺激的频率范围为 2—80 kHz. 声强以声压级(SPL)表示. 0 dB SPL 等于 2×10^{-5} N/m^2，精度为 1 dB. 声源与动物前胸神经节的距离保持不变，为 50 cm. 声源可以 30° 为一步在与动物同一平面上转动. 全部实验在电磁屏蔽、防震、无回响的隔音室内进行.

二、实验结果

1. 听觉Ω神经元的侧向性　某个听觉神经元是否具有方向性，通常是指当声源相对于该神经元细胞体位置由同侧移向对侧(或相反)时，神经元的电生理特征是否有所差别. 本文主要测量的神经生理学参数有突触后电位性质、声反应阈值、反应潜伏期以及锋电位数目等.

本文 1989 年 1 月 16 日收到. 1989 年 5 月 30 日收到修改稿.
* 国家自然科学基金资助项目.

螽斯听觉Ω神经元是一个节内神经元，它的树突区与细胞体位于同侧的一半神经节内，它的轴突末梢区则位于对侧(图 1 a)。胞内电生理记录表明：以相同的频率与强度，在同侧声刺激时，从树突分枝区(电极位置 1)与轴突末梢区(电极位置 2)记录到的电位活动是不同的。前者为兴奋性突触后电位与锋脉冲；后者只有锋脉冲(图 1 b)。在对侧提供声刺激时，在有限声强范围内(如 7 kHz、阈上 10 dB)。从树突区和轴突区都没有记录到该神经元的电位活动(图 1 b)。声强刚高于此值，就能诱发出锋电位。故该有限值被称为方向性阈值差，并用来衡量神经元的侧向性。

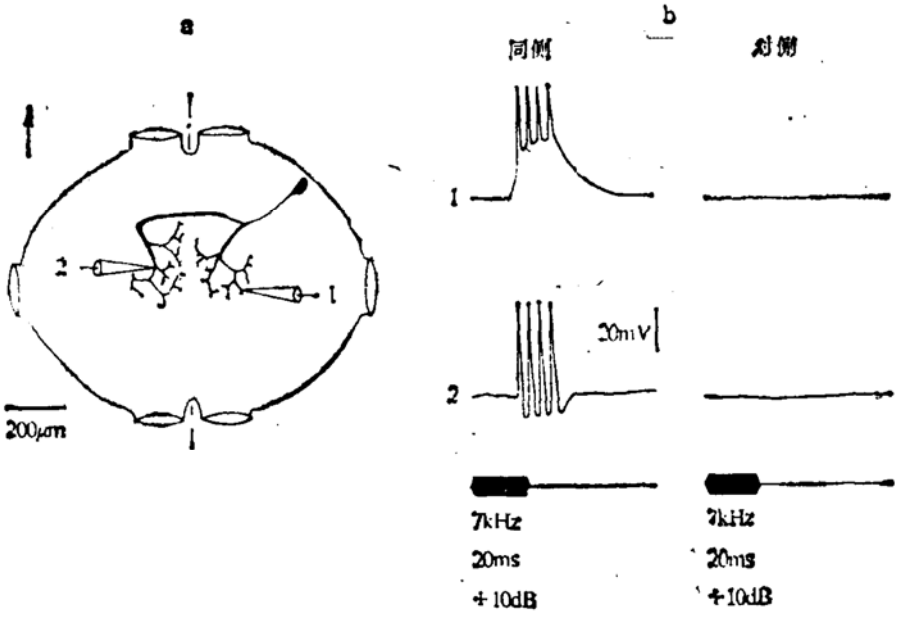

图 1　螽斯 *Gampsocleis gratiosa* 听觉Ω神经元的结构（a）及在同侧与对侧声刺激时，从树突区(电极位置 1)和轴突末梢区(电极位置 2)分别记录到的电位活动（b）

图 2 表示Ω神经元的侧向性阈值差与频率的关系。神经元侧向性与频率有关。当频率低于 7 kHz，阈值差小于 10 dB；在 7—18 kHz 之间，为 10—14 dB；20 kHz 时阈差约为 10 dB；大于 25 kHz 时，阈差高于 20 dB。不同动物个体的Ω神经元侧向性阈值差的离差很小。需指出的是，Ω神经元的侧向性阈值差远大于螽斯双耳间只有约 1 dB 的声强差。这对于动物的方向听觉非常重要。

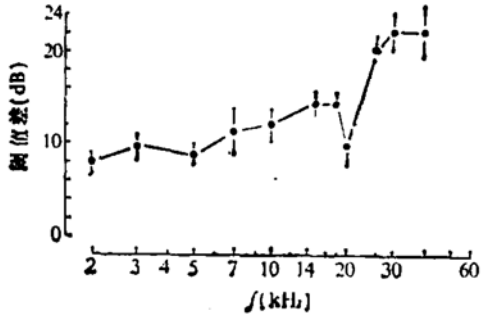

图 2　螽斯听觉Ω神经元的侧向性阈值差与声刺激频率的关系（$n = 11$）
竖线为标准离差

2. 听觉Ω神经元的方向灵敏度　螽斯Ω神经元对来自不同方位的声刺激，反应阈值很不相同。图 3 为Ω神经元的方位阈值差曲线。这里选用四个不同的声频率，即 3、7、15 与 25 kHz。显然，Ω神经元反应最灵敏的声源方位是在同侧 90°(当频率为 7、15 与 25 kHz 时)或 120°(3 kHz 时)位置上，即它对与其细胞体和树突区处于同侧的声刺激的反应尤为灵敏。

当声源经前方(0°)或后方(180°)逐渐移向对侧方位时，Ω神经元的声反应阈值则逐步上升，极大值位置一般在−90° 方位上，而 7 kHz 曲线的极大值在稍偏后方位，即−120°。Ω

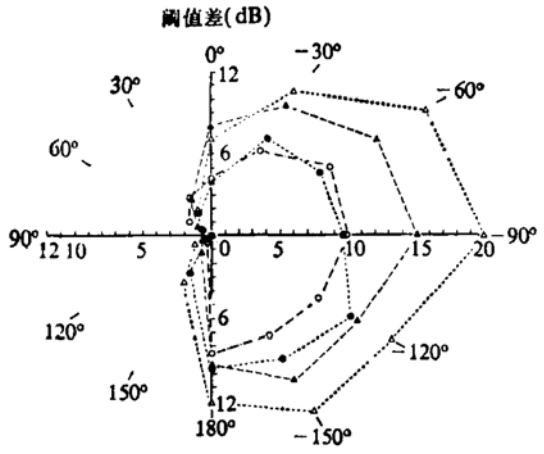

图 3　鑫斯听觉 Ω 神经元的方向灵敏度曲线($n = 11$)
○ 3kHz;　● 7kHz;　▲ 15kHz;　△ 25kHz

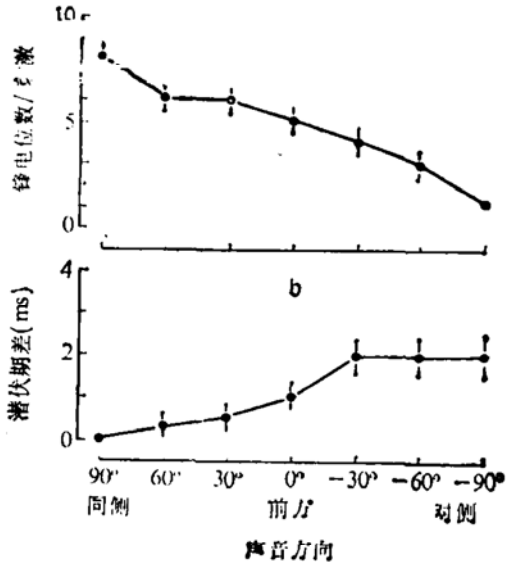

图 4　鑫斯听觉 Ω 神经元的方向提示特征曲线
a. 反应强度与声源方位角的关系；b. 潜伏期变化与声源方位角的关系。$n = 11$。竖线为标准离差

神经元全方位阈值差与声刺激频率有关：对于 3 与 7 kHz，平均为 10—12 dB；对于 15 与 25 kHz，约为 15—20 dB.

还值得指出的是 Ω 神经元在判别声源位于动物前方或后方时可能起的作用. 无论哪个频率的声刺激，Ω 神经元的 0° 方位反应阈值总是低于 180° 方位阈值，平均相差 2—6 dB. 并且 0° 方位的阈值变化最大：当声刺激频率依次从 3 kHz 上升到 7、15 与 25 kHz 时，从 30° 方位到−30° 方位时 Ω 神经元的反应阈值分别上升 4、6、8 和 10 dB 左右，相当于全方位阈值差的二分之一. 这意味着鑫斯听觉 Ω 神经元对位于动物前方左右各为 30° 的扇形区的声源方位角检测锐度明显高于其他扇形区.

3. 听觉 Ω 神经元的方向提示　鑫斯 Ω 神经元不仅具有良好的方向灵敏度，而且对于声压级、频率与时间模式相同、仅仅入射角不同的声刺激，所表现的声反应特征是不同的，主要体现在神经元的反应强度(以每次声刺激所诱发的锋电位数表示)和反应潜伏期这两个参数上. 图 4 为 Ω 神经元的反应强度和潜伏期变化与声音入射角的关系曲线. 当声源从同侧移向对侧时，每次声刺激（强度为阈上 20 dB，频率 15 kHz，持续时间 20 ms）所诱发的锋电位平均数从 8 个减到 1 个左右；反应潜伏期差从 0 ms（同侧）逐渐增到平均 2 ms. 其中，在 30°—−30° 扇形区内变化尤为明显. 各值的标准离差代表动物个体差异. 需指出的是，声音到达鑫斯双耳的时差仅 50 μs 左右，而 Ω 神经元将声源从同侧与对侧提供声刺激的时差“放大”了几十倍.

三、讨　论

本文首次用细胞内电生理记录与变化声音入射角的方法，证实了鑫斯听觉 Ω 神经元具有明显的侧向性和方向灵敏度，并指出神经元反应强度和潜伏期变化可以作为声源方位检测的提示.

关于 Ω 神经元侧向性的起因，可能有三个方面：一是外周听纤维的侧向性，这是由于改变声入射方位角时引起鑫斯听器官所接收到的声压发生改变；二是位于鑫斯前胸两侧的声孔与

相连的气管系统具有像声号角那样的扩声作用，该系统也有声侧向性；三是Ω神经元之间的相互抑制作用，增强了侧向性。这种现象在蟋蟀中存在着[6]，但我们尚未发现螽斯Ω神经元之间也有类似的相互抑制作用。

关于螽斯听觉Ω神经元声反应潜伏期随声源方位角改变而变化的原因，尚不清楚，可能与Ω神经元声反应的强度特征有关。而时间差"放大"机理，还有待于深入研究。

参 考 文 献

[1] Busuel, R. -G., *Acoustic Behaviour of Animals*, Elsevier, Amsterdam. 1963.
[2] Elsner, N., Popov, A. V., *Adv. Insect Physiol.*, **13**(1978), 229—335.
[3] Shen, J. -X., Guan, L., *Neurosci.•Letters, Suppl.*, **20**(1985), 47.
[4] 沈钧贤、关力，生物物理学报，**2**(1986)，252—256.
[5] Lewis, B., *Bioacoustics*, Academic, London, 1983, 233—257.
[6] Michelsen, A., Larsen, O. N., *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Pergamon, 1985, Vol. 6, 495—556.
[7] Rheinlaender, J., *J. Comp. Physiol.*, **97**(1975), 1—53.
[8] 沈钧贤、关力、莫建武，生物物理学报，**3**(1987)，1—5.
[9] 沈钧贤、关力，科学通报，**34**(1989)，11: 858—861.